Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Mangrove-Pflanzen insbesondere ihres Wurzelsystems.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt

von

Otto Liebau
aus Annarode a. Harz.

Halle a. S.
1913.

Referent: Prof. Dr. **G. Karsten.**

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Januar 1913.

Die vorliegende Arbeit erscheint auch in der Zeitschrift: Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von Prof. Dr. Ferd. Cohn, herausgegeben von Dr. Felix Rosen, Band XII, Heft 2.

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544727_0116

Einleitung.

Über die eigenartige Vegetation der Mangrove sind, abgesehen von einigen älteren, unvollkommenen und zum Teil sogar unrichtigen Darstellungen, erst seit den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts eine Anzahl Arbeiten — vor allem von Goebel[1]), Schimper[2]), Karsten[3]) — veröffentlicht worden, die uns ein klares Bild von dem Habitus und der Lebensweise des Mangrovewaldes geben. Hiernach bewachsen die Mangrovewälder in allen feuchten, tropischen Gebieten die seichten Küsten in Buchten und Flußmündungen überall da, wo die Brandung nicht zu stark ist. Sie befinden sich ganz im Bereiche der Flutbewegungen, sodaß sie sich zur Flutzeit aus dem Meere, zur Ebbezeit aus einem schlammigen, stinkenden Untergrunde erheben. Da nun in diesem schlammigen Boden infolge des steten Zersetzungs- und Verwesungsprozesses nicht genügend Sauerstoff vorhanden ist, so müssen die Wurzeln die zur Atmung nötige Sauerstoffmenge aus der Luft entnehmen. Zu diesem Zwecke bilden sie höchst eigenartige, bei den verschiedenen Arten ganz verschieden gestaltete Wurzelauswüchse, die aus dem Wasser oder dem Schlamme geotropisch nach oben wachsen und somit den im sauerstoffarmen Boden kriechenden Wurzeln gestatten, mit der Atmosphäre in Verbindung zu treten. Daß jenen Gebilden die Rolle zukommt, dem Wurzelsystem als Atmungsorgane zu dienen, wurde zuerst von Goebel[4]) vermutet. Einen experimentellen Beweis konnte er allerdings nicht erbringen, sondern er stützte seine Annahme auf die Standortsverhältnisse, den anatomischen Bau und die Kulturerfahrungen. Erst durch Versuche von

---

[1]) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Bd. 1. Marburg 1889.

[2]) A. F. W. Schimper, Die indo-malayische Strandflora. Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Heft 3. Jena 1891.

[3]) G. Karsten, Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Bibliotheca botanica. Heft 22. Cassel 1891.

[4]) Goebel, Über die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. D. bot. Ges. IV. 1886. S. 254.

Karsten und Greshoff[1]) wurde die Funktion als Luftwurzeln wirklich nachgewiesen. Da sich nun die oben genannten Autoren, nach ihren eigenen Angaben, nur oberflächlicher mit dem anatomischen Bau der Mangroveluftwurzeln befaßten und sich damit begnügten, zu untersuchen, in wieweit die Struktur in den einzelnen Fällen das Vorhandensein eines Gasaustausches ermöglichte, und da auch bisher noch keine weitere zusammenfassende Darstellung erschienen ist, so dürfte wohl eine eingehende anatomische Untersuchung dieser Wurzeln eine lohnende Aufgabe sein. Auf Grund reichlichen, von Herrn Professor Karsten in den Jahren 1888—1890 gesammelten und mir zur Verfügung gestellten Materiales war ich in der Lage, mich über den Bau der hauptsächlichsten Vertreter der asiatischen Mangrove-Vegetation zu unterrichten. Meine vorliegende Arbeit verfolgt daher den Zweck, eine möglichst erschöpfende, zusammenfassende Darstellung von dem Wurzelbau der einzelnen Vertreter der asiatischen Mangrove-Vegetation zu geben. Hierbei werde ich in Anlehnung an die vorhandene Literatur diejenigen Arten, die schon ausführlicher behandelt worden sind, nur kurz streifen, indem ich die Unstimmigkeiten und Verschiedenheiten, die bei einzelnen Autoren bestehen, zu berichtigen und in Einklang zu bringen suche. Die überhaupt noch nicht oder nur sehr oberflächlich beschriebenen Wurzeln sollen jedoch genauer analysiert und eingehend betrachtet werden. Die Anordnung nun, in der ich meine Untersuchungen über das ziemlich artenreiche Material hier folgen lasse, ist so getroffen, daß die in der äußeren Erscheinung, sowie im inneren Aufbau der in Rede stehenden Sondergebilde ähnlichen Spezies unmittelbar hintereinander behandelt werden. Von einer festumgrenzten Gruppierung der einzelnen Arten in größere Abschnitte habe ich jedoch abgesehen, da eine solche Einteilung ohne Künstelei den wirklichen Befunden nicht überall angepaßt werden könnte.

Avicennia officinalis.

Die reichverzweigten, annähernd horizontal unter der Bodenoberfläche verlaufenden Wurzeln erzeugen in ungefähr regelmäßigen Abständen zahlreiche, negativ geotropisch gerichtete, aus dem Boden herauswachsende Luftwurzeln, deren Länge nach meinen Befunden zwischen 15 und 35 cm schwankt, die nach Angaben von Schmidt[2]) aber auch bis ½ m lang werden können. Im allgemeinen sind diese Gebilde, die den so eigenartigen Charakter dieser Vegetation zum Teil bedingen, einfach und unverzweigt; zuweilen tritt jedoch eine

[1]) Karsten, l. c., S. 42.

[2]) Joh. Schmidt, Vegetationsbilder III. Reihe. Heft 7 und 8. Jena 1906.

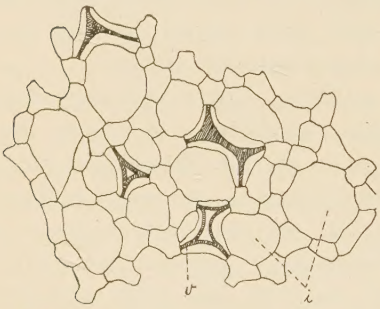
Gabelung ein, die wahrscheinlich durch Verletzung der Spitze hervorgerufen wird.

Schon bei rein äußerlicher Betrachtung einer solchen Luftwurzel bemerkt man eine sehr auffallende Verschiedenheit in der Beschaffenheit ihres oberen und unteren Teiles, der bisher in der Literatur noch nicht erwähnt ist. Der obere, aus dem Substrat sich erhebende Teil der Luftwurzel ist mit feinen Querrillen versehen und über und über mit höckerartigen Erhebungen bedeckt, die auffallend an Lenticellen erinnern und, wie die spätere Betrachtung zeigen wird, auch tatsächlich analog gebaut sind, sodaß man wohl ohne Bedenken den Namen Lenticelle auf die in Rede stehenden Gebilde übertragen kann. Dagegen weist der untere, im Schlamm oder Wasser befindliche Teil eine beinahe ganz glatte, nur von einzelnen Längsfurchen durchzogene Oberfläche auf, die niemals mit Lenticellen versehen ist. An dem unteren Teile entstehen endogen kleinere, horizontale Seitenwurzeln, von denen wiederum zahlreiche, fadenförmige Würzelchen nach allen Seiten hin ausgehen. Dieser Unterschied zwischen dem oberen und unteren Teile der Luftwurzel tritt noch mehr hervor bei der anatomischen Betrachtung, der wir uns jetzt zuwenden wollen.

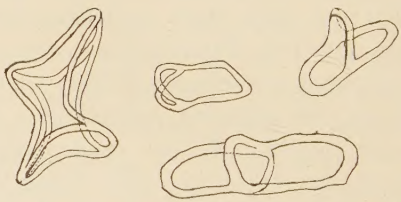
Ein, wenig unterhalb der Spitze geführter, Querschnitt zeigt deutlich das Bild eines typischen Wurzelquerschnittes. Im Innern liegt ein ziemlich dünnwandiges, nur mit sehr kleinen dreieckigen Intercellularen versehenes Mark. Dieses wird umgeben von einem in dieser Zone erst schwach entwickelten Holzring, der an seinem Innenrande sehr deutlich die in zentripetaler Reihenfolge entstandenen Gefäßprimanen erkennen läßt. Nach außen von dem hier noch gewellten Kambiumring folgt dann eine schmale Bastzone. In ihr treten am äußeren Rande der einzelnen Phloemteile, die auf abwechselnden Radien mit den Vasalprimanen liegen, kleine Nester von Steinzellen auf. Der Zentralzylinder wird durch eine scharf hervortretende Endodermis, deren Zellen in tangentialer Richtung zweimal länger gestreckt erscheinen als in radialer Richtung, von der primären Rinde getrennt. Die primäre Rinde selbst ist es nun, die von allen Gewebezonen der Wurzel die interessantesten und für die eigenartige Aufgabe der Luftwurzeln bedeutsamsten Verhältnisse aufzuweisen hat. Sie trägt den Charakter eines lockeren Schwammgewebes und besteht aus meist 6—8eckigen, isodiametrischen Zellen, die in der Regel nur mit dreien ihrer Wände an benachbarte Zellen anstoßen und somit zahlreiche große Intercellularen bilden. Letztere sind, wie man auf Längsschnitten sieht, in der Richtung der Achse gestreckt. Außer diesen großen Intercellularen bilden die Zellen da, wo drei zusammenstoßen, noch kleine, rundliche Intercellularen, die ebenfalls auf Längsschnitten deutlich in Erscheinung treten. In diesem Gewebe

haben schon Goebel[1]) und Schenck[2]) eigenartige, besonders große, mit starken Verdickungsleisten besetzte Zellen bemerkt und näher beschrieben. Allerdings scheinen mir die Darstellungen dieser beiden Autoren von der Gestalt der Verdickungsleisten nicht ganz verständlich zu sein und auch den tatsächlichen Verhältnissen nicht vollkommen zu entsprechen. Nach Schenck sind „die meisten Zellen mit eigentümlichen, nach innen vorspringenden Verdickungsfasern oder Bändern, die von den Berührungsstellen benachbarter Zellen ausgehen", versehen. Goebel hingegen sagt:

> „Die Zellen sind mit starken Verdickungsleisten besetzt, die von den Punkten ausgehen, wo die betreffende Zelle sich anderen ansetzt und sich an einem Punkte der Zellwand vereinigen, sodaß sie in einer halbierten Zelle, die mit vier anderen in Verbindung steht, auf dem Querschnitt die Form eines vierarmigen Kreuzes darzubieten pflegen. Bei anderen geht die Verdickung soweit, daß nur einige Tüpfelstellen freibleiben."



Avicennia. Querschnitt durch den oberen Teil der Luftwurzelrinde. Vergr. 140. i = Intercellularräume; v = Verdickungen.



Avicennia. Stützgestelle. Vergr. 270.

Nach meinen Beobachtungen erstreckt sich die Verdickung niemals auf die ganze Zelle, wie es Goebel beschreibt, noch besteht die Verdickung aus einzelnen kurzen Leisten, sondern es springen, von der Fläche der Zellwände ausgehend, unter sich zusammenhängende und geschlossene Leisten, Raumfiguren von verschiedenster Gestaltung bildend, ins Lumen der betreffenden Zellen vor; und zwar sind diese Verdickungsfiguren derart in der betreffenden Zelle orientiert, daß die Umbiegungsstellen, die zuweilen auch zu scharfen Ecken werden können, an diejenigen Punkte verlegt sind, wo die Zelle mit Nachbar-

---

[1]) Goebel, Über die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. der deutsch. Bot. Ges. Bd. IV. 1886, S. 253.

[2]) Schenck, Über die Luftwurzeln von *Avicennia tomentosa* und *Laguncalaria racemosa*. Flora 1889, S. 84.

zellen zusammenstößt. Der Querschnitt ergibt dann, je nach der Gestaltung der Zellen, drei- oder vierarmige Verdickungsfiguren, wie auf dem beistehenden Querschnitt zu sehen ist. Um die räumliche Gestalt jener Gebilde festzustellen, wandte ich das Schultzesche Macerationsverfahren an, sodaß die Gestalt der einzelnen Zellen der primären Rinde und besonders scharf die des Verdickungsskelettes hervortrat. Die nebenstehenden Abbildungen zeigen die hauptsächlich vorkommenden Formen. So verschieden sie auch gestaltet sind, so wirken sie doch alle als elastische Federn, die einem von jeder Seite kommenden Drucke nachgeben und sich nach Aufhören der Druckwirkung wieder in die alte Lage stellen. Diese mit solchen elastischen Aussteifungen versehenen Zellen liegen in der primären Rinde ziemlich zerstreut, und zwar stets an Stellen, wo drei große Intercellularen zusammenstoßen und somit die Möglichkeit des Zerdrücktwerdens besonders nahe liegt. Sie tragen somit wesentlich zur Stützung des Rindengewebes und zur Offenhaltung der für die Luftzirkulation nötigen Intercellularen bei. Die soeben angedeutete Vermutung über die Funktion und ökologische Bedeutung der beschriebenen Gebilde gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß die mikrochemische Untersuchung der Substanz dieser eigenartigen Wandverdickungen deutlich den Holzcharakter erkennen ließ.

Nach außen wird die Rinde von einer aus acht bis zehn Lagen bestehenden Korkschicht abgeschlossen. Dieses Korkgewebe weicht allerdings von dem normalen, sonst in der Pflanzenwelt vorkommenden Kork insofern ab, als es die typische Holzreaktion mit Phloroglucin und Salzsäure aufweist. Somit müßte man eigentlich zu der Annahme gelangen, daß das besprochene Gewebe aus verholzten Zellen besteht, wie das auch Karsten[1]) tut, indem er von einem peripherischen Holzring spricht. Stellt man indessen eine Kontrolle an, indem man konzentrierte Schwefelsäure auf dieses Gewebe einwirken läßt, so wird man andererseits wieder dazu neigen, es als Kork anzusprechen, da es durch die Einwirkung dieses Reagens nicht zerstört wird.

Bei einem tiefer gelegten Querschnitt von 7 mm Durchmesser zeigen sich im großen und ganzen dieselben Befunde. Es mögen hier die Dickenverhältnisse der einzelnen Teile genauer angegeben werden, um den Gegensatz zu dem später zu betrachtenden unteren Teile der Luftwurzel hervorzuheben. Das Mark, dessen Durchmesser 1,2 mm beträgt, zeigt nur insofern eine Verschiedenheit von demjenigen des oben beschriebenen Querschnittes, als die Zellwände etwas dicker und namentlich die Intercellularen etwas größer und oft vier- statt drei-

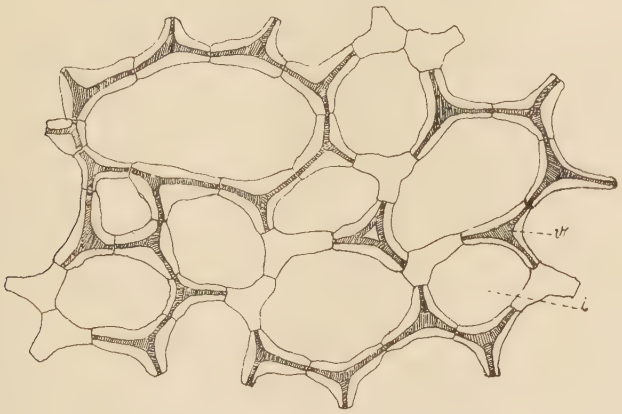
[1]) Karsten, l. c., S. 50.

eckig sind. Zwischen den Markzellen treten hier, ziemlich zahlreich, Zellen mit stark verholzten, von Tüpfeln durchbrochenen Wänden auf, die meist nicht isodiametrisch sind wie die übrigen Markzellen, sondern mehr längs der Wurzelachse gestreckt. Vielleicht sollen sie mit zur Festigung beitragen, wofür auch der Umstand zu sprechen scheint, daß sie nur im Mark der Luftwurzel, und zwar besonders zahlreich in den in die Luft ragenden Teilen derselben, niemals aber in den Erdwurzeln vorkommen. Der das Mark umschließende Holzring erreicht hier die beträchtliche Stärke von 0,7 mm. Er besteht aus stark verdickten zumeist ungefächerten Holzfasern, während Holzparenchym nur spärlich vorhanden ist. In diese Grundmasse sind ziemlich viele, weitlumige Tüpfelgefäße eingelagert. Durchsetzt wird der Holzring von mehrreihigen Markstrahlen, die aus regelmäßig in radialen Reihen angeordneten, getüpfelten Holzparenchymzellen bestehen. In dem nur wenig Zellreihen starken Bastring zeigen sich nicht mehr wie in dem oben beschriebenen, dicht unter der Spitze geführten Querschnitte, einzelne Steinzellnester in der Rinde; vielmehr sind in dieser Region der Luftwurzel jene Steinzellgruppen bereits zu einem 1—3 schichtigen Sklerenchymring geschlossen, dessen Elemente Steinzellen und verholzte Bastfasern sind. Der Gesamtdurchmesser des Zentralzylinders beträgt 3 mm. Die Rinde, die denselben Bau hat wie bei dem oberen Querschnitt, bildet auch hier die Hauptmasse der Luftwurzel. Der Korkmantel ist sehr stark entwickelt und besteht aus 15—20 Lagen kleiner, dickwandiger, tafelförmiger Zellen. Um der Atemluft den Durchtritt zu gestatten, ist er von zahlreichen Lenticellen durchbrochen, die wir später noch eingehender betrachten wollen.

Die unteren, im Schlamm oder Wasser befindlichen Teile der Luftwurzel unterscheiden sich anatomisch wesentlich von den über die Erde vortretenden. Der Zentralzylinder ist hier zugunsten der Rinde viel schwächer entwickelt. Bei einem Gesamtdurchmesser von wiederum 7 mm erreicht der Zentralzylinder nur 1,4 mm, wovon der Holzring 0,25 mm einnimmt. Um den Vergleich mit den Verhältnissen beim oberen Teil der Luftwurzel zu erleichtern, möge folgende Tabelle Platz finden, deren Zahlen sich zwar auf Einzelbeobachtungen beziehen, die aber im großen und ganzen die Dimensionsverhältnisse der einzelnen Gewebearten ganz allgemein veranschaulichen.

Höhe des gelegten Schnittes	Gesamtdurchmesser	Zentralzylinder	Holzring
oberer Teil	7 mm	3 mm	0,7 mm
unterer, submerser Teil	7 „	1,4 „	0,25 „

Es ergibt sich also, daß der Zentralzylinder in den unteren Teilen der Luftwurzel kaum halb so stark ist wie oben, was vor allem auf die geringe Ausbildung des Holzringes zurückzuführen ist, während das Mark, wie sich leicht berechnen läßt, nur wenig schwächer ist. In dem hier ebenfalls nur spärlich entwickelten Bast ist der Sklerenchymring nur einreihig. In der Rinde sind die einzelnen Zellen infolge tangentialen und radialen Druckes mehr gestreckt und, da sie fast stets mit drei anderen Zellen zusammenstoßen, nehmen sie die Gestalt eines dreistrahligen Sternes an. Die Intercellularen erreichen



Avicennia. Querschnitt durch den unteren Teil der Luftwurzelrinde. Vergr. 140.
i = Intercellularräume; v = Verdickungen.

somit eine sehr beträchtliche Ausdehnung. Offenbar, um dem innerhalb der Schlamm- oder Wassermasse herrschenden, wahrscheinlich nicht unerheblichen Drucke zu begegnen, hat die Pflanze in diesem Teile der Luftwurzeln weit mehr Rindenzellen mit jenen eigenartigen, elastischen Gestellen ausgerüstet. Die große Anzahl der letzteren bringt es auch mit sich, daß die Verdickungskörper untereinander in innigerem Zusammenhange stehen, wie es die beistehende Zeichnung zur Anschauung bringen soll. Die Korkschicht ist viel schwächer und setzt sich aus 5—7 übereinander liegenden Zellen zusammen, die im Gegensatz zu dem am oberen Teil befindlichen Kork aus weitlumigen, zartwandigen Zellen bestehen. Diesem Unterschiede in der Ausbildung der Korkzellen könnte man wohl eine ökologische Bedeutung beilegen. Die Funktion, die ein Korkgewebe in erster Linie hat, nämlich die Pflanze gegen zu starke Transpiration zu schützen, kommt ja nur bei den oberirdischen, der Verdunstung ausgesetzten Teilen der Pflanze in Frage; an diesen bildet sonach ein dichter, massiger Korkbelag eine zweckmäßige Einrichtung. An submersen Teilen dagegen würde solche schützende Hülle überflüssig sein und wenige weitlumige Periderm-

zellen reichen zum Schutz der Rinde gegen äußere mechanische Einwirkung völlig aus.

Bei alten Luftwurzeln, die, nach dem vorhandenen Material zu urteilen, einen Durchmesser von 20 mm erreichen, ist ein ganz anormales Dickenwachstum zu bemerken. In den 1—2 Zellschichten zwischen Endodermis und dem gemischten Sklerenchymring entsteht noch während das Kambium des ersten Holzringes in Tätigkeit ist, ein neuer Kambiumring. Dieser bildet zunächst ungefähr gleichviele Holzzellen nach innen wie Bastzellen nach außen. In letzteren entsteht schon sehr frühzeitig am äußeren Rande ein gemischter, geschlossener Sklerenchymring. Erst nach Fertigstellung dieses Sklerenchymringes werden dann vom Kambium fast ausschließlich Holzzellen nach innen gebildet, bis ein zweiter, ebenso dicker Holzring entsteht wie der erste. Hieran schließt sich in gleicher Weise ein dritter usw. In dem vorhandenen Material waren bis vier Holzringe ausgebildet. Diese einzelnen, also extrafascikular entstehenden Holzringe sind alle gleich stark und erreichen eine Dicke bis zu 0,7 mm. Sie sind im allgemeinen in sich geschlossen und wechseln mit Bastringen ab. Bisweilen werden aber, namentlich an Stellen, wo die Markstrahlen sich befinden, zwischen den einzelnen Holzringen verholzte brückenartige Verbindungen hergestellt, indem an den betreffenden Stellen die Kambium- und Bastzellen zu derbwandigen Dauerelementen werden. Hierdurch wird der Bastring in einzelne isolierte Bündel zerlegt. Da dieses niemals bei Vorhandensein von ein bis zwei Zuwachszonen, sondern erst bei drei bis vier Zuwachszonen auftritt, so muß diese brückenartige Holzverbindung erst nachträglich erfolgen.

Ein solcher extrafascikularer Zuwachsring, allerdings nur halb so stark wie der innere Ring, wird auch angelegt bei einer Gabelung des aus dem Substrat hervorragenden Teiles der Luftwurzel, aber nur in der Zone von je einem Zentimeter unterhalb und oberhalb der Gabelstelle, offenbar, um der Gabel einen größeren Halt zu geben. Die Teilung bei Anlegung einer solchen Gabelung vollzieht sich nun folgendermaßen. Der innere Holzring nimmt allmählich eine ellipsenförmige Gestalt an und von den beiden diamentral gegenüber liegenden Endpunkten der kleinen Achse wird der Holzteil nach innen ins Mark vorgeschoben, bis sich beide Holzvorsprünge vereinigen und das Mark somit in zwei gleiche Teile zerlegen, die die Mittelpunkte der beiden neuen Luftwurzeln werden. Die beiden Holzringe buchten sich dann nach innen ein, und so kommt schließlich die Trennung des Holzes in zwei Äste zustande.

Nachdem ich nunmehr den anatomischen Bau der Luftwurzeln eingehend beschrieben und mich bemüht habe, besonders diejenigen Eigentümlichkeiten hervorzuheben, die im Dienste der Durchlüftung

des Wurzelsystems stehen, gehe ich jetzt dazu über, die schon oben kurz gestreiften Lenticellen einer näheren Betrachtung zu würdigen, vor allem deshalb, weil über ihre Entstehung noch verschiedene Ansichten herrschen. Nach Schenck[1]) „erzeugt das Phellogen zur Bildung der Lenticellen lokal nach innen zu zahlreiche radiale Reihen von kugligen Zellen mit engen Intercellularen, die einen rundlichen, nach außen sich vorwölbenden und die Korkschicht sprengenden Gewebekörper bilden. Nach außen sind die Lenticellen mit einer dünnen Korkschicht bedeckt."

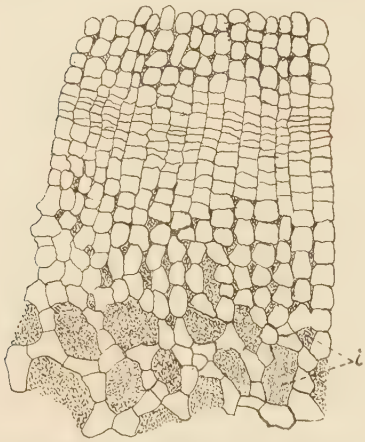
Goebel[2]) dagegen beschreibt die Lenticellen wie folgt: „Die Lenticelle besteht aus folgenden Teilen: 1. aus einer Anzahl locker zusammenhängender, senkrecht zur Rindenoberfläche verlaufender Zellreihen, deren Endzellen sich ablösen wie die Gonidien einer Gonidienreihe von Cystopus, während an der Basis jeder Zellreihe perikline Teilungen stattfinden, die nicht auf eine einzige Initialschicht beschränkt sind. 2. Unterhalb der Zellreihe befindet sich eine halbmondförmige Zone von Gewebe, die an Alkoholmaterial sich von dem übrigen Rindengewebe leicht unterscheidet durch braune Färbung, die darauf beruht, daß im Zellinhalt tropfenartige, braune Inhaltskörper auftreten." Aus dieser Beschreibung geht, glaube ich, deutlich hervor, daß Goebel von der Entstehung der Lenticelle gerade die entgegengesetzte Meinung wie Schenck hat, nämlich, daß das Teilungsgewebe stets in der inneren Partie der Lenticelle liegt und antikline Reihen von Füllzellen nach außen hin abscheidet. Bei mikroskopischer Betrachtung einer Anzahl von Lenticellen hat man zunächst den Eindruck, als ob beide Autoren Recht haben. Bald erscheint uns die Bildung der Lenticellen von innen nach außen, bald umgekehrt zu erfolgen. Und da nun einige von dünnen Korkschichten durchzogen sind, andere aber solcher entbehren, so erhalten wir die verschiedensten Bilder, die scheinbar kaum auf eine einheitliche Entstehung der Lenticellen zu schließen erlauben. Und doch glaube ich, daß diese Gebilde trotz des verschiedenen Aussehens von gleichem Ursprung und einheitlich gebaut sind. Die Lenticellenbildung beginnt nach meinen Beobachtungen von einem Phellogen, das zunächst in zentripetaler Richtung eine Anzahl Zellen in der von Schenck angegebenen Weise entwickelt. Aber bald schlägt die zentripetale Zellteilung in die entgegengesetzte, zentrifugale um, sodaß die Zellbildung von nun an nach außen hin erfolgt, indem bei den sukzessiven Zellteilungen immer die innerste Zelle meristematisch bleibt. Nach einiger Zeit findet

---

[1]) Schenck, l. c. S. 84.

[2]) Goebel, Über die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. d. d. bot. Ges. IV, 1886, S. 253.

dann wieder die Rückkehr zur zentripetalen Ordnung statt. Dieser Umschlag aus der zentripetalen in die zentrifugale Ordnung und umgekehrt wiederholt sich von Zeit zu Zeit ohne strenge Regelmäßigkeit. Und so findet man auf Querschnitten durch Lenticellen, wie die beistehende Figur einen Teil eines solchen Querschnittes zeigt, regelmäßig radial angeordnete Reihen von kugligen, locker zusammenhängenden Zellen, deren Meristemschicht mehr innen oder außen liegt, je nachdem die Zellbildung zuletzt in zentrifugaler oder zentripetaler Ordnung erfolgte. In den nach außen abgeschiedenen Zellen treten namentlich bei kleineren, an jüngeren Luftwurzeln befindlichen Lenticellen ab und zu verkorkte, schmale Zwischenstreifen auf, die meistens ganz am äußeren Rande der Lenticelle liegen, sodaß sie dieselbe nach außen hin abschließen, seltener in tieferen Schichten. Bei den großen, teilweise bis 2 mm breiten Lenticellen der alten Luftwurzeln sind dagegen solche Verschlußstreifen äußerst selten.



Avicennia. Querschnitt durch einen Teil einer Lenticelle. Vergr. 140. i = Intercellularen.

Die Erdwurzeln, deren Betrachtung ich mich jetzt zuwende, weisen denselben Bau auf wie die unter der Erde befindlichen Teile der Luftwurzeln, mit dem einzigen Unterschiede, daß das Mark, in dem niemals verholzte Zellen wie bei den Luftwurzeln vorkommen, stark reduziert ist, sodaß, infolge der hierdurch ermöglichten Konzentration des Holzes nach der Mitte hin, eine größere Zugfestigkeit erreicht wird. Bei älteren Erdwurzeln findet sich genau dasselbe abnormale Dickenwachstum wie bei den Luftwurzeln, nur sind hier die einzelnen Holzringe entsprechend ihrer Funktion weniger stark entwickelt.

An den jüngsten Würzelchen wird die primäre Rinde, die schon denselben schwammigen Charakter zeigt wie bei den älteren, nach außen von einer aus kleinen, schmalen Zellen bestehenden Epidermis und einer darunter liegenden Hypodermis abgeschlossen, deren Zellen bedeutend weitlumiger als die der Epidermis und stark in radialer Richtung gestreckt sind. Schon frühzeitig entsteht in der an die Hypodermis anstoßenden Rindenschicht ein Phellogen, das Kork nach außen absondert. So tritt schon bei einem ganz jungen Stadium, auf einem Querschnitt von 1 mm Wurzeldurchmesser, unter der noch gut erhaltenen Hypodermis, von der die darüber liegende Epidermis schon

teilweise abgebröckelt ist, ein 2—3schichtiges Korkgewebe auf. Allmählich wird die Epidermis und späterhin auch die Hypodermis abgestoßen. Letztere hält sich jedoch ziemlich lange, sodaß sie selbst bei älteren Nebenwurzeln mit einem Querschnitt von 4 mm außerhalb des 5—6schichtigen Korkmantels noch vorhanden ist.

Besondere Hervorhebung verdient schließlich noch die auffällige Erscheinung, daß weder bei Luft- noch bei Erdwurzeln die primäre Rinde in der sonst für Wurzeln üblichen Weise abgeworfen wird, sondern dauernd erhalten bleibt, was in Anbetracht der Bedeutung dieser Gewebeschicht für die Durchlüftung des gesamten Wurzelsystems nur begreiflich erscheint.

Sonneratia.

Über die Wurzeln von *Sonneratia*, die schon ziemlich eingehend von Goebel[1]) und neuerdings von Westermaier[2]) beschrieben sind, werde ich mich kurz fassen, zumal mir auch nur wenig Material von dieser Spezies zur Verfügung stand.

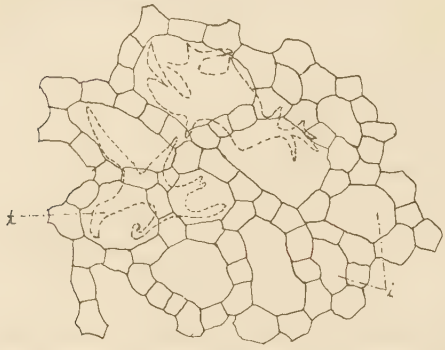
Genau wie bei *Avicennia* wachsen aus den im Schlamm oder Wasser etwa horizontal verlaufenden Wurzeln negativ geotropisch gerichtete Luftwurzeln hervor. Diese sind jedoch größer und dicker als die Luftwurzeln von *Avicennia* und werden nach Schmidt[3]) etwa $^3/_4$ m, nach Goebel sogar 1,5 m lang. Ferner besitzen sie eine spindelförmige Gestalt, während die *Avicennia*-Luftwurzeln oben und unten ungefähr gleichen Durchmesser haben, wie es meine oben angeführten Messungsergebnisse beweisen. In dem oberen Teile der Luftwurzel ist der Zentralzylinder und insbesondere der Holzring bedeutend stärker entwickelt als in dem unteren Teile. Die primäre Rinde, die ebenso wie bei *Avicennia* als Durchlüftungsgewebe erhalten bleibt, ist oben und unten verschieden gestaltet. Im oberen Teile besteht sie, wie umstehender Querschnitt zeigt, aus parenchymatischen Zellen, zwischen denen große Intercellularen liegen. Versteifungen in den Zellen fehlen hier gänzlich. Doch scheinen einen Ersatz dafür die zahlreichen Trichoblasten, die von Goebel scheinbar nicht bemerkt sind, zu bilden. Sie haben sehr bizarre Formen und ragen in die Intercellularen hinein, sodaß letztere auf diese Weise ebenfalls, wenn auch in geringerem Maße als bei *Avicennia*, gegen ein Zusammengedrücktwerden geschützt sind. Der die ganze

[1]) Goebel, Über die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. d. bot. Ges. IV. 1886, S. 249–255.

[2]) M. Westermaier, Zur Kenntnis der Pneumatophoren, Bot. Unters. im Anschluß an eine Tropenreise. I. Heft. Freiburg 1900.

[3]) Schmidt, l. c. Heft 7.

Luftwurzel umhüllende Korkmantel besteht nicht aus einer dicken, von zahlreichen Lentizellen durchbrochenen Schicht, wie wir sie bei *Avicennia* fanden, sondern aus wenigen, übereinander liegenden, dünnen Korkhäuten, die voneinander durch lockeres, nicht verkorktes, lufthaltiges Füllgewebe getrennt sind.



Sonneratia. Querschnitt durch den oberen Teil der Luftwurzelrinde. Vergr. 140. t = Trichoblasten. i = Intercellularen.

In dem unteren, im Erdboden befindlichen Teile der Luftwurzel gewinnt die Rinde eine viel bedeutendere Entwicklung als in dem oberen Teile und zwar durch das Auftreten sehr großer Intercellularen. Die meist dreiarmigen Zellen sind sehr stark in die Länge gezogen. Außer diesen verzerrten Zellen liegen auf dem Querschnitt kleinere rundliche Zellen mit ebenfalls nur schwachen Wänden, die stark longitudinal gestreckt sind. Außer diesen dünnwandigen, zylindrischen Zellen sollen nach Westermaier[1]) in dem unteren Teile der Pneumatophoren sowie in den Erdwurzeln dickwandige, longitudinal gestreckte Zellen, die schwach bogig oder sehr lang S-förmig gekrümmt sind, vorhanden sein. Sie sollen „als elastische Federn“ wirken, indem sie infolge ihrer Gestalt und Elastizität der Rinde resp. den Intercellularräumen der Rinde ihre frühere Form wieder einnehmen helfen, wenn der Druck, der die Maschen verzerrt hat, aufhört oder nachläßt. Diese elastischen Federn spielen eine wichtige Rolle bei dem von Westermaier für die *Sonneratia*-Pneumatophoren konstruierten Atmungsmechanismus. Ich konnte jedoch trotz zahlreicher Quer- und Längsschnitte solche dynamische Zellen nicht entdecken und halte somit den Versuch Westermaiers, einen Atmungsmechanismus zu konstruieren, für verfehlt. Außerdem erscheint mir ein solches Unternehmen auch überflüssig, da man bei einem Erklärungsversuch für die Ermöglichung der Atemtätigkeit mit der Diffusion als wesentlichem Faktor völlig auskommt.

Die Erdwurzeln sind ebenso wie die unteren Teile der Luftwurzeln gebaut und werden, da ihnen jegliche Verdickungen fehlen, in dem schlammigen Boden zusammengepreßt werden müssen.

Die Holzanatomie weicht wesentlich von der bei *Avicennia* ab. Die Hauptmasse bilden die fast stets in radialen Reihen angeordneten Tüpfelgefäße, zwischen denen sehr wenig dünnwandige, ziemlich weit-

[1]) Westermaier, l. c., S. 14.

lumige Holzfasern liegen. Die einzelnen Gefäßreihen werden durch einreihige Markstrahlen getrennt. Das ganze Holz ist sehr substanzarm und leicht.

Nach Goebel[1]) treten an der Spitze der Luftwurzel eine große Anzahl Gefäße und Siebröhrengruppen in der für Wurzeln charakteristischen Anordnung auf. Ich kann jedoch nach meinen Beobachtungen dem nicht beistimmen. Im Gegenteil muß ich den Ausführungen Westermaiers[2]) Recht geben und den Luftwurzeln von *Sonneratia* mehr einen Stamm- als einen Wurzelcharakter zuschreiben, denn auf Querschnitten liegen die engsten Gefäße nicht in der für Wurzeln charakteristischen Weise der Peripherie, sondern, wie bei Stammquerschnitten, dem Zentrum zugekehrt. Auch befinden sich die Gefäßteile sämtlich innerhalb der Leptomgruppen und wechseln niemals mit ihnen ab; vielmehr liegen Xylem und Phloem oft auf denselben Radien.

Da das Material, das mir von dieser Spezies zur Verfügung stand, auch ein jüngeres Exemplar enthielt, dessen Luftwurzeln eben erst angelegt waren, so möchte ich es nicht unterlassen, auch kurz auf die Verhältnisse, wie sie bei solch jugendlichem Stadium liegen, einzugehen. Offensichtlich können die sehr jungen Atemwurzeln die Atemtätigkeit noch nicht erfüllen. Es tritt aber dafür der Stamm ein, der am unteren Teile mit jenem für *Sonneratia*-Luftwurzeln charakteristischen Korkgewebe überzogen ist, das eine ungehinderte Luftzirkulation gestattet. Auch die Rinde des Stammes weist in diesem Falle einen lockeren, schwammigen Bau auf, ähnlich dem des oberen Teiles der Luftwurzel, nur sind die Intercellularen nicht ganz so groß. In der ziemlich breiten Bastzone lagern zahlreiche, große Steinzellnester, wie sie sich auch in den an den Stamm ansetzenden oberen Teilen der Erdwurzeln finden, wohingegen sie in den unteren nicht vorhanden sind.

Carapa moluccensis.

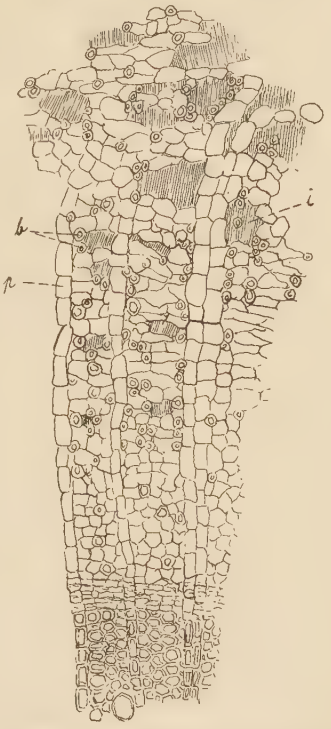
Nach den Angaben Schimpers[3]) werden wie bei *Avicennia* und *Sonneratia* ebenfalls bei *Carapa moluccensis* „spargelartige Luftwurzeln“, aber in geringerer Anzahl, erzeugt, die als Atmungsorgane dienen sollen. Diese Beobachtung, oder wenigstens die Deutung derselben, ist jedoch nicht ganz zutreffend. Vielmehr muß man der Ansicht, die Karsten[4]) vertritt, beipflichten und diese Gebilde als lokale Anschwellungen interpretieren, wie die nachstehende ausführliche anatomische Beschreibung zeigen wird.

---

[1]) Goebel, l. c., S. 250. [2]) Westermaier, l. c., S. 23.
[3]) Schimper, l. c., S. 36. [4]) Karsten, l. c., S. 51.

Betrachten wir jedoch, bevor wir zur Behandlung jener Luftwurzeln übergehen, zunächst einmal den inneren Bau der Erdwurzeln, sowohl in jungen wie in älteren Stadien, so zeigen sich Verhältnisse, die nicht wesentlich vom normalen Wurzelbau abweichen. Die junge Wurzel besitzt meist einen tetrarchen Bau. Den äußeren Teil des Zentralzylinders nimmt ein Perizykel ein, das aus 2—3 Zellschichten besteht. Seine Zellen sind größer als die übrigen Zentralzylinderzellen und vorwiegend tangential gestreckt. Der Zentralzylinder wird durch eine Endodermis, deren Zellen in tangentialer Richtung zweimal länger gestreckt erscheinen als in radialer Richtung, von der primären Rinde getrennt. Diese besteht aus großen, dünnwandigen Parenchymzellen, die ziemlich regelmäßig radial angeordnet sind. Eine sehr starke Epidermis schließt die Rinde nach außen hin ab. Dieser primäre Zustand dauert jedoch nicht lange. Das Kambium des Zentralzylinders entwickelt eine lebhafte Tätigkeit, indem es sowohl nach innen zu viele Holzelemente absondert, als namentlich nach außen hin fortgesetzt parenchymatische Zellen entwickelt. Hand in Hand mit der Kambiumtätigkeit geht die Ausbildung eines Phellogens aus der äußersten Perizykelschicht. Dieses Phellogen scheidet nach innen zu nur sehr wenig Phelloderm ab, nach außen hin werden dagegen zahlreiche Peridermzellen gebildet, die bald verkorken, sodaß wir schon sehr frühzeitig einen Korkmantel von großer Dicke sehen. Die primäre Rinde wird somit vom Zentralzylinder abgedrängt, und da die Epidermis nicht gleichen Schritt mit der lebhaften Tätigkeit des Kambiums und der Korkbildung halten kann, so werden die Zellen der primären Rinde immer mehr zusammengedrückt, bis schließlich die Epidermis dem inneren Drucke nicht mehr widerstehen kann, sondern zerreißt und samt der primären Rinde abgeworfen wird. Diese Abstoßung erfolgt schon sehr früh. Bei jungen Wurzeln von 0,7 mm Durchmesser finden wir nur noch vereinzelte Stücke der primären Rinde an der stark entwickelten Korkschicht hängen. Bei älteren Wurzeln nimmt die Korkschicht im Verhältnis zum Gesamtdurchmesser nicht mehr in dem Maße zu wie bei jungen Stadien; sie erreicht nur eine Dicke von 10—12 Lagen. Dagegen wird der Holzzylinder, in dessen Innerem übrigens niemals ein Markstrang, weder an jungen noch an alten Wurzeln vorhanden ist, wesentlich verstärkt und nimmt im allgemeinen $^1/_3$ bis $^1/_2$ des ganzen Querschnittes ein. Das Holz setzt sich meist aus Holzfasern zusammen, in das nicht allzu zahlreiche Tüpfelgefäße eingelagert sind. Die Elemente des Holzprosenchyms sind zumeist sehr weitlumige, kurze Holzfasern, nur selten kommen englumigere, lange Holzfasern vor. Zahlreiche, meist 1—3reihige Markstrahlen durchsetzen das Holz. Sie bestehen aus in radialer Richtung gestreckten Parenchymzellen. Die sekundäre

Rinde ist an der an das Holz anstoßenden Seite sehr regelmäßig gebaut. In ihr setzen sich die im Holz vorhandenen radialen Markstrahlen in dem gleichen, regelmäßigen Bau fort und lassen sich leicht bis nahezu zur Hälfte des Rindengewebes verfolgen. Außer diesen Phloemstrahlen finden sich nicht ganz so starke, mehr rundliche Parenchymzellen und sehr viele stark verdickte Bastfasern, die eine beträchtliche Länge erreichen. Infolge des immer mehr zunehmenden Umfanges müssen die Zellen der äußeren Partien, wie dies auch Karsten[1]) angibt, sehr stark gespannt werden. Da das nur bis zu einem gewissen Grade möglich ist, so verlieren die Zellen allmählich ihren Zusammenhang und lassen Intercellularen zwischen sich entstehen. Bei weiterem tangentialem Zuge lösen sich dann die Zellen allmählich voneinander los, indem sie zunächst noch mit schmalen Zipfeln aneinander haften bleiben. Diese Zipfel schließen sich entweder als neue Zellen ab oder zerreißen, falls sie dem auf sie ausgeübten, starken Zuge nicht genügend nachgeben können. So sind also, wie schon gesagt, diese Verhältnisse von Karsten beschrieben und abgebildet. Nicht erwähnt sind jedoch die stark verdickten, englumigen Bastfasern, die in sehr großer Anzahl einzeln oder in Bündeln über die ganze sekundäre Rinde zerstreut liegen. Obwohl sie, wie durch verschiedene Reaktionen festgestellt wurde, weder verholzt noch verkorkt sind, so erreichen sie doch durch ihre fast bis zum Schwinden des Zellumens verdickten Wände eine solche Festigkeit, daß sie in der locker gefügten, jeder sonstigen Aussteifungen entbehrenden, sekundären Rinde hauptsächlich den Zusammenhang bedingen und wohl auch zur Offenhaltung der Intercellularen dienen.



Carapa. Querschnitt durch eine ältere Erdwurzel. Vergr. 140. b = Bastfasern; p = Phloemstrahlen; i = Intercellularen.

An diesen Erdwurzeln zeigen sich nun an sehr vielen Stellen höchst sonderbare Gebilde, die ihrer äußeren Erscheinung nach zwar an die Luftwurzeln von *Avicennia* und *Sonneratia* erinnern können, die wir oben kennen gelernt haben, die aber denselben durchaus nicht

[1]) Karsten, l. c., S. 52.

homolog sind. Denn Längs- und Querschnitte durch eins jener Sondergebilde lassen eine eigenartige Struktur erkennen, die Karsten[1]) anschaulich dargelegt hat. Der Holzkörper dieser Organe stellt sich nämlich nicht wie bei den Luftwurzeln von *Avicennia* und *Sonneratia* als ein Holzzylinder mit vertikaler Achse dar, sondern das organische Zentrum des Holzes liegt an der Basis des gesamten Organs und der Holzkörper selbst ist etwa in konzentrischen Ellipsoidschalen um dieses Zentrum geordnet. Die Markstrahlen bilden dementsprechend divergente Büschel. Dieser anatomische Befund läßt keinen Zweifel darüber obwalten, daß die Atmungsorgane mit Karsten als lokale Verdickungen der Erdwurzeln anzusprechen sind. Diese stellen nach Erreichung der Oberfläche des sauerstoffarmen Substrates ihr Wachstum nicht ein, sondern wachsen unausgesetzt weiter, sodaß sie sehr beträchtliche Höhe erreichen und als lange, hörnerartige Gebilde in die Luft ragen und aus ihr den Sauerstoff zur Durchlüftung des Wurzelsystems entnehmen. Die Rinde dieser Gebilde zeigt denselben Bau wie die der Erdwurzeln, nur sind die Intercellularen viel kleiner, sodaß dieses Gewebe einen ziemlich kompakten Eindruck macht. Die Korkschicht ist hier stärker entwickelt als bei den Erdwurzeln und erreicht 15 bis 20 übereinander liegende Zellschichten. Sie wird von großen Lenticellen durchbrochen, die entsprechend den Lenticellen bei *Avicennia* gebaut sind und ebenfalls teilweise von verkorkten Zwischenstreifen durchsetzt werden.

Carapa obovata.

Anatomisch ganz ähnlich, wenn auch in der äußeren Erscheinung durchaus verschieden, sind nun die Atmungsvorrichtungen des Wurzelsystems von *Carapa obovata*. Die Atmung wird nämlich hier nicht wie bei *Carapa moluccensis* durch einzelne, über die Bodenoberfläche hervorwachsende, lokale Anschwellungen besorgt, sondern die in dem zähen, sauerstoffarmen Schlamme in schlangenartigen Windungen dicht unter der Bodenoberfläche kriechenden Wurzeln werden durch einseitiges Dickenwachstum zu flachen, messerartigen Brettwurzeln. Diese ragen mit ihrer scharfen Kante aus dem Schlamme hervor und treten somit mit der Atmosphäre in Kontakt, wodurch die Luftzufuhr zu dem übrigen Wurzelsystem ermöglicht wird. An diesen Brettwurzeln entstehen zahlreiche nach unten und den Seiten gerichtete Nebenwurzeln, die in ihrem anatomischen Aufbau denen von *Carapa moluccensis* gleichen, sodaß eine weitere Beschreibung überflüssig ist. Wohl aber will ich noch etwas näher auf den anatomischen Bau der Brettwurzeln eingehen, um zu zeigen, daß ihr Aufbau demjenigen der merkwürdigen

[1]) Karsten, l. c., S. 51.

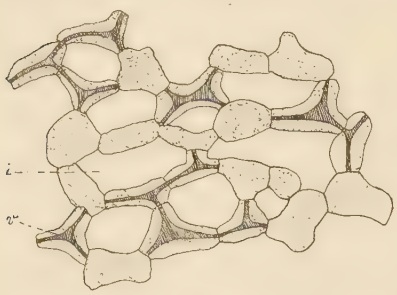
Atemhörner von *Carapa moluccensis* entspricht. Auch hier liegt das organische Zentrum unten, nur wenig von der Rinde entfernt. An den sehr scharf hervortretenden Linien der Jahresringe kann man wiederum den ungleichen Holzzuwachs deutlich erkennen. Dieser geht in der Weise vor sich, daß vom Zentrum aus nur in einer einzigen Richtung, nämlich nach oben, viel Holz gebildet wird, während nach sämtlichen übrigen Richtungen hin nur ein geringer Zuwachs stattfindet. Die Markstrahlen haben ebenfalls eine divergente Anordnung angenommen. Sie sind hier fast nur einreihig, während sie bei *Carapa moluccensis* 1—3reihig waren. Die Holzfasern, die auch hier die Hauptmasse des Holzkörpers bilden, sind länger und englumiger als bei der vorher betrachteten Spezies. Der Bau der Rinde weicht insofern etwas von dem bei *Carapa moluccensis* ab, als die Bastfasern nicht einzeln zerstreut liegen, sondern, zwischen den Markstrahlen zu Bündeln geordnet, mit Schichten von Parenchymzellen abwechseln. Diese regelmäßige Anordnung läßt sich jedoch nur auf der inneren Rindenpartie erkennen, namentlich soweit man die Markstrahlen verfolgen kann. Weiter nach außen sind die Bastfasergruppen mehr zerstreut zwischen die regellos durcheinander liegenden Parenchymzellen. Die Intercellularen sind hier lange nicht so groß wie bei *Carapa moluccensis*, was offenbar mit dem Umstande zusammenhängt, daß der größte Teil der Wurzel mit der Luft in direkter Berührung steht, sodaß das Intercellularsystem weniger entwickelt zu sein braucht. Die sekundäre Rinde dieser Brettwurzeln wird von einem 12—15 Schichten starken Korkgewebe bedeckt. Dieses ist an beiden Seiten des über die Bodenoberfläche hervorragenden Teiles der Brettwurzel von ebenso wie bei *Carapa moluccensis* gebauten Lenticellen durchbrochen, die dem Intercellularsystem als Pforten dienen.

Bruguiera.

Bei den verschiedenen in der asiatischen Mangrove-Vegetation vorkommenden *Bruguiera*-Arten wird die Atmung überall in der gleichen, sehr eigenartigen Weise bewirkt. Die horizontal unter der Bodenoberfläche hinkriechenden Wurzeln wachsen stellenweise unter scharfem Winkel nach oben über den Schlamm hervor, biegen dann unter ebenfalls scharfer Knickung wieder nach unten und wachsen im Boden wieder horizontal weiter. An diesen knieartigen Gebilden, die wir unten noch näher betrachten werden, entstehen dann zahlreiche, große Lenticellen, die einen lebhaften Gasaustausch ermöglichen. Bei jungen Pflanzen, denen noch jene knieartigen Luftwurzeln fehlen, wird die Atmung durch am Hypokotyl entstehende Lenticellen vermittelt. Betrachten wir nun die einzelnen *Bruguiera*-Arten genauer.

Bruguiera eriopetala.

Die Atmung wird bei jungen Pflanzen durch einen am Übergang vom Hypokotyl zum Epikotyl scharf hervortretenden Lenticellenring ermöglicht. Ein Querschnitt von 18 mm Durchmesser, in halber Höhe durch das Hypokotyl geführt, zeigt ein 9 mm starkes Mark, das aus dünnwandigen, großen, parenchymatischen Zellen besteht und ziemlich viel Stärkekörner enthält. Die daran anschließende Holzzone ist nur schwach entwickelt und erreicht nur eine Breite von 0,8 mm. In dem stärker ausgebildeten Bastringe fallen am äußeren Rande kleine Nester von Steinzellen auf. Diese stoßen unmittelbar an eine sehr scharf hervortretende, zweischichtige Stärkescheide, die sich durch Einlagerung von außerordentlich großen Stärkekörnern auszeichnet. Die Rinde nun besitzt einen ziemlich lockeren Bau. In ihren peripherischen Teilen liegen kleinere Intercellularen, um dort die durch die Lenticellen eintretende Atemluft aufzunehmen und sie nach innen an allmählich größer werdende Intercellularräume abzugeben. In den innersten Teilen der Rinde haben die Lufträume dermaßen an Ausdehnung zugenommen, daß die sie umgebenden Rindenzellen stark gedehnt und verzerrt sind. Verdickungsleisten, ganz ähnlich gestaltet wie bei *Avicennia*, sorgen für ein beständiges Klaffen dieser weiten Luftgänge. Die äußeren Zellen behalten dagegen ihre rundliche Form und führen noch viel Stärkekörner und Kristalldrusen von oxalsaurem Kalk. Die Epidermis zeigt auffallend stark verdickte Wände und an der Oberfläche eine starke Kutikula.

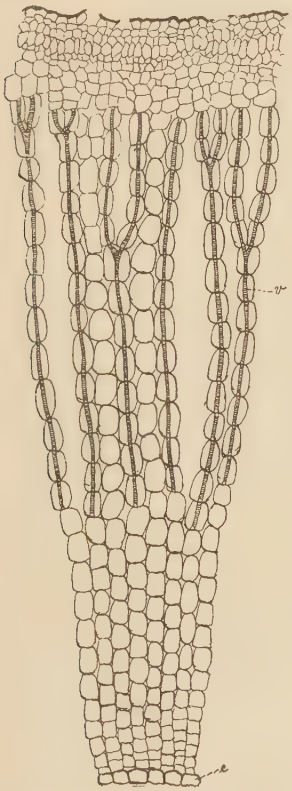


Bruguiera eriopetala. Querschnitt durch die innere Partie der Rinde des Hypokotyls. i = Intercellularen; v = Verdickungen.

Außer dem am Übergang vom Hypokotyl zum Epikotyl vorhandenen Lenticellenring treten auch am Epikotyl zerstreut liegende, einzelne Lenticellen auf. An einigen Exemplaren war der Lenticellenring am Hypokotyl nur unvollkommen ausgebildet und auch am Epikotyl waren keine zerstreut liegenden Lenticellen zu bemerken, sondern ein starker, gut ausgebildeter Lenticellenring. Dies eigenartige Verhalten ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß das ganze Hypokotyl von dem Substrat bedeckt war, sodaß der angelegte Lenticellenring nicht in Funktion treten konnte, wofür auch der Umstand sprach, daß die Lenticellen des Ringes am Hypokotyl durch eine starke Korkschicht verschlossen waren, während die funktionierenden Lenticellen eine solche Verschlußschicht nicht zeigten, sondern frei mit

der äußeren Atmosphäre kommunizierten. Die Bildung der Lenticellen nun erfolgt durch ein Phellogen, das in der unmittelbar an die Epidermis anstoßenden Rindenschicht entsteht. Dieses Phellogen scheidet nach innen zu nur in geringem Maße Phelloderm ab, dagegen wird nach außen hin ein sehr lockeres, aus runden, dünnwandigen Zellen bestehendes Füllgewebe gebildet. Letzteres wird von bisweilen mehreren schmalen Korkstreifen durchsetzt, die der lockeren, pulverigen Masse einen Halt geben.

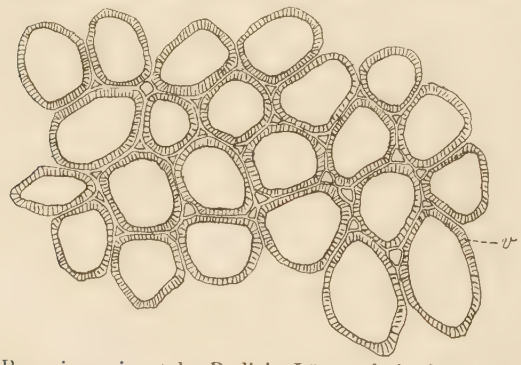
Am Epikotyl besitzt die Rinde entsprechend ihrer Funktion ebenfalls einen schwammigen Bau. Sie besteht aus ziemlich gleichmäßigen, polygonalen Zellen, die innen von großen und nach außen zu kleiner werdenden Intercellularen durchsetzt sind. Die Zellen tragen keine Verdickungsleisten wie beim Hypokotyl, sondern führen, namentlich in der äußeren Rindenpartie, zum großen Teil Stärke und Kristalldrusen von oxalsaurem Kalk. Dieses Rindengewebe wird nach außen von einer 5—8 Lagen starken Korkschicht geschützt.



Bruguiera eriopetala. Querschnitt durch die Rinde einer jungen Wurzel. Vergr. 140. Intercellularen u. Verdickungsringe in Bildung begriffen. v = Verdickungsringe; e = Endodermis.

Wenden wir uns nunmehr der Wurzelanatomie zu und betrachten wir zunächst wieder eine junge Wurzel. Auf einem Querschnitt dicht an der Spitze haben wir von innen nach außen ein weitlumiges, mit kleinen Intercellularen versehenes Mark, einen Ring kleinzelligeren Gewebes, in dem wir die Vasal- und Kribralprimanen in der für Wurzeln typischen Weise angeordnet finden, eine sehr scharf hervortretende Endodermis und endlich die primäre Rinde, die sich aus runden, nach außen hin weitlumiger werdenden, in regelmäßig radialen Reihen angeordneten Zellen zusammensetzt. Nennenswerte Intercellularen kommen in dieser noch jungen Rinde so gut wie nicht vor. Schließlich verdient noch die unter der Epidermis liegende, bisweilen mehrschichtige Hypodermis erwähnt zu werden. Letztere und mit ihr die Epidermis werden bald durch die Tätigkeit eines darunter entstehenden Phellogens abgeworfen. Die primäre Rinde indessen bleibt ganz ebenso wie bei *Avicennia* und *Sonneratia* als Durchlüftungsgewebe erhalten. Um diesen Zweck zu erfüllen, muß

sie jedoch im Laufe der weiteren Entwicklung einen anderen Aufbau als den oben geschilderten erhalten. Und so sehen wir denn an einem etwas weiter von der Spitze entfernt gelegten Querschnitt, daß die primäre Rinde einen ganz anderen Charakter annimmt. Die Zellen weichen infolge der tangentialen Dehnung auseinander, aber nur derart, daß die radialen Reihen erhalten bleiben, ohne Unterbrechungen aufzuweisen, und zwar vollzieht sich die Loslösung in tangentialer Richtung von den benachbarten Zellen sehr schnell unter gänzlicher Auflösung der radialen Mittellamellen. Wir finden infolgedessen nicht etwa wie bei *Carapa* langgestreckte Zipfel, mit denen die Zellen seitlich aneinander hängen, sondern die Zellen behalten mehr ihre rundliche oder radialgestreckte Form. So entstehen zwischen den im Zusammenhang bleibenden, radialen Zellreihen radiale Intercellularen, die sehr bald größere Ausdehnung bekommen und bei älteren Wurzeln fast die ganze Rinde in radialer Richtung durchlaufen. Man könnte durch das Bild eines solchen Querschnittes etwa an ein Rad mit seinen Speichen erinnert werden. Denn es bleiben nur einige geschlossene Zellschichten, die aus nicht so radial angeordneten, parenchymatischen Zellen bestehen, nach innen zu im Anschluß an die Endodermis und nach außen hin an das Korkgewebe anschließend, erhalten, wie etwa der Kranz und die Nabe, wenn wir bei dem Bilde bleiben wollen. Hand in Hand, als unmittelbare Folge, geht mit der Ausbildung der Intercellularen in den Zellen selbst eine Veränderung vor sich. Es werden ringförmige, in den Innenraum vorspringende, verholzte Verdickungsleisten in den einzelnen Zellen angelegt, und zwar erfolgt die Ausbildung der Ringe in den einzelnen Zellreihen von außen nach innen. Diese Verdickungsringe durchlaufen die Zellen immer nur in radialer Richtung und stoßen genau aufeinander, sodaß wir auf Querschnitten, wie umstehender zeigt, die Gestalt von bandförmigen, in radialer Richtung bis zur Peripherie verlaufenden Verdickungen erhalten. Auf radialen Längsschnitten durch eine solche mit Verdickungsringen versehene Stelle zeigt sich (s. Figur) ein zierliches, zusammenhängendes Netzwerk aus lauter einzelnen, ringförmigen Zellen, die an den Stellen, wo sie zusammenstoßen, kleine



Bruguiera eriopetala. Radialer Längsschnitt durch eine mit Verdickungsringen versehene Stelle. Vergr. 270. v - - ins Zellumen vorspringende Verdickungsringe.

rundliche Intercellularen entstehen lassen. Solche Verdickungen werden jedoch nicht in jeder radialen Zellreihe angelegt, sondern nur in den an die großen Intercellularen anstoßenden. Da nun bei alten Wurzeln sehr viele Intercellularen vorhanden sind, so erhalten wir meist Bilder, auf denen eine unverdickte Reihe von zwei verdickten, an Intercellularen anstoßenden eingeschlossen ist. Oft sehen wir, daß die Zellreihen nach außen hin dichotomisch geteilt sind, sodaß zwischen die großen Intercellularen von außen her noch kleine eingeschoben sind.

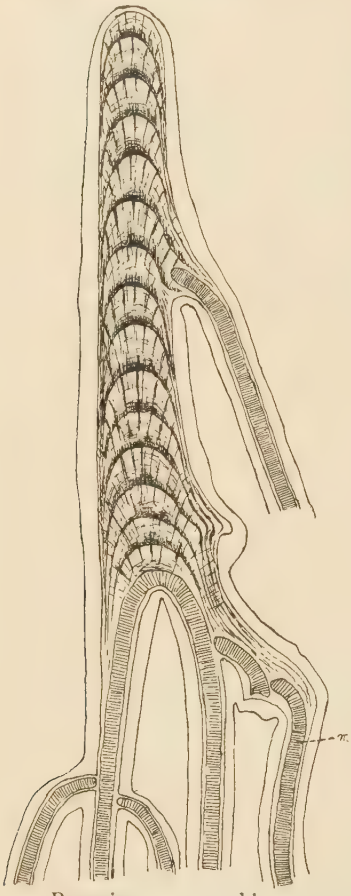
Bei älteren Wurzeln finden wir ungefähr dieselben Verhältnisse. Nur ist das Mark noch weitlumiger und trägt größere Intercellularen. Der Holzring erreicht eine ziemlich beträchtliche Dicke. Er wird von breiten, 3—5reihigen Markstrahlen durchzogen, deren Zellen in radialer Richtung gestreckt sind. Das Holz besteht meist aus Holzfasern. Die Gefäße zeigen leiterförmige Durchbrechungen und sind nicht sehr zahlreich. Die Endodermis tritt auch hier noch scharf hervor. Die Rinde wird nach außen hin von einer starken, aus 10—12 Lagen bestehenden Korkschicht abgeschlossen.

Bruguiera gymnorrhiza.

Die Wurzeln sind ähnlich denjenigen der vorher behandelten Spezies gebaut. Wieder haben wir ein weites parenchymatisches Mark von einem Holzring umgeben, der von zahlreichen primären und sekundären Markstrahlen durchsetzt ist. Die Hauptmasse des Holzes bilden wiederum die Holzfasern, zwischen denen nicht allzu zahlreiche Gefäße mit ebenfalls leiterförmigen Durchbrechungen liegen. Im Bast finden wir Steinzellnester, die bei *Bruguiera eriopetala* nicht vorhanden sind. Die an die Endodermis anstoßende Rinde und der umhüllende Korkmantel zeigen kein abweichendes Verhalten.

Wie schon kurz erwähnt, wachsen die flach unter dem Boden hinkriechenden Erdwurzeln ab und zu negativ geotropisch nach oben aus dem Boden heraus, ändern dann ihre Wachstumsrichtung in eine positiv geotropische und biegen in scharfem Winkel wieder nach unten, um in ihrer alten horizontalen Lage im Boden weiter zu wachsen. An der Stelle, wo die Rückbiegung nach unten erfolgt, setzt ein einseitiges, nach oben gerichtetes Dickenwachstum ein. Dieses hält ziemlich lange an, sodaß diese Gebilde eine beträchtliche Höhe erreichen können. Es entspringen dann sowohl an dem aufsteigenden und absteigenden Teile dieses über den Boden hervorgewachsenen Wurzelstückes als auch an dem durch einseitiges Dickenwachstum nach oben entstandenen Höcker nach allen Seiten hin Nebenwurzeln, sodaß das ganze Gebilde die Gestalt eines unförmigen Knäuels bekommt. An diesem läßt sich die Hauptwurzel, an der der Knäuel entstand, nicht ohne weiteres feststellen, da die entstandenen Seiten-

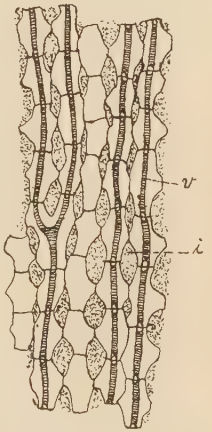
wurzeln oftmals größere Dicke annehmen als die Hauptwurzel. Der Knäuel wird dadurch noch komplizierter, daß manche Wurzeln infolge Beschädigung der Spitze ihre Richtung aufgeben und dafür mehrere Seitenwurzeln anlegen. Führt man jedoch einen medianen Längsschnitt durch ein solches Gebilde, wie beistehende Figur zeigt, so läßt sich der Aufbau leicht erkennen. An dem Verlauf des Markes kann man ohne Mühe die Hauptwurzel feststellen. Die Seitenwurzeln setzen nämlich an die Hauptwurzel immer so an, daß zwischen ihrem Mark und dem der Hauptwurzel stets noch eine schmale Holzzone bleibt. Es zeigt sich nun hier, daß der Knäuel nicht durch eine Verwachsung des auf- und absteigenden Teiles der Hauptwurzel entstanden ist, wie man bisher annahm, sondern lediglich durch lokales Dickenwachstum des oberen Teiles der Umbiegungsstelle. Denn, würde die bisher herrschende Ansicht den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, so müßte ein Längsschnitt wohl noch bis zu einem gewissen Grade die beiden Äste erkennen lassen, deren Verschmelzung zur Bildung dieser eigenartigen Organe geführt haben soll. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern es treten, wie die Figur zeigt, auf dem Längsschnitt ganz ähnlich wie bei *Carapa*-Luftwurzeln konzentrische, ellipsenförmige Jahresringe und divergente Markstrahlen in Erscheinung, woraus man wohl mit Sicherheit auf eine Entstehung durch lokales, einseitig nach oben gerichtetes Dickenwachstum schließen kann. Die den Knäuel umgebende Rinde erreicht eine beträchtliche Dicke und zeigt einen ganz anderen Aufbau als bei den Erdwurzeln. Die Endodermis und mit ihr die primäre Rinde ist verschwunden. Das nach innen Holz bildende Kambium sondert nach außen zahlreiche parenchymatische Rindenzellen ab. Diese lassen nur kleinere Intercellularen zwischen sich und tragen niemals ringförmige Verdickungen. Die Markstrahlen setzen sich in der Rinde in der gleichen Anordnung wie im Holzkörper fort und lassen sich bis ungefähr $^1/_3$ durch das Rinden-



Bruguiera gymnorrhiza. Medianer Längsschnitt durch Luftwurzel. Natürliche Größe. m = Mark.

gewebe verfolgen, in dem zahlreiche, große Nester von Steinzellen liegen. Zum Aufbau der Rinde trägt auch, allerdings nur in geringem Maße, das Phellogen bei, indem es nach innen einige Lagen von Phelloderm erzeugt. Nach außen jedoch versorgt das Phellogen die Rinde mit einer 15–20 Lagen dicken, schützenden Korkhülle. Sehr große Lenticellen durchbrechen letztere und lassen in ihrem Aufbau eine Periodizität ihrer Entstehung erkennen, insofern nämlich, als sie teils von verkorkten Zwischenstreifen durchsetzt sind, teils solcher entbehren.

Im Jugendstadium wird ebenso wie bei *Bruguiera eriopetala* am oberen Ende des Hypokotyls ein Lenticellenring zur Vermittlung der Atmung angelegt. Das Hypokotyl weicht jedoch etwas von dem der vorigen Art ab. Bei einem Querschnitt von 21 mm haben wir ein 11 mm breites parenchymatisches Markgewebe, das mit weiten, fast zellgroßen Intercellularen durchsetzt ist. Der Holzring ist nur sehr schwach. Im Bast liegen Nester von Steinzellen, die an eine einschichtige, nicht so deutlich hervortretende Stärkescheide anstoßen. Die Rinde, das für die Durchlüftung wichtigste Gewebe, zeigt ähnlich wie in den Wurzeln einen radialen Aufbau. Es werden jedoch niemals so große, in radialer Richtung verlaufende Intercellularen ausgebildet, sondern die einzelnen Zellen bleiben an den Ansatzstellen durch seitliche Fortsätze miteinander im Zusammenhang, sodaß kreuzförmige Zellen entstehen. In diesen finden sich ebenfalls ringförmige Versteifungen, die auf dem Querschnitt, wie beistehender zeigt, zusammenhängende Radien bilden. An diese radial angeordnete, mit Verdickungsringen versehene Rindenpartie schließt sich nach außen hin eine in diesem Falle viel breitere, nämlich 15—20 Lagen dicke Kranzzone von unverdickten, regellos gelagerten Zellen. Endlich wird das Hypokotyl von einer 5—8 schichtigen Korkhülle bedeckt.



Bruguiera gymnorrhiza. Querschnitt durch die Rinde des Hypokotyls. v = Verdickungsringe; i = Intercellularen. Vergr. 140.

Bruguiera caryophylloides.

Die Erdwurzeln dieser Spezies gleichen genau denen von *Bruguiera gymnorrhiza*. Dagegen sollen die Atmungswurzeln von den anderen *Bruguiera*-Arten hinsichtlich ihres Korkmantels abweichen, was ich allerdings infolge Mangels an Material nicht nachprüfen konnte.

Nach Karsten[1]) und Schimper[2]) sind die Atmungswurzeln nicht mit einer von Lenticellen durchbrochenen, dicken Korkschicht, sondern ähnlich wie bei *Sonneratia* von wenigen, übereinander liegenden, dünnen Korkhäuten bedeckt, die durch lockeres, nicht verkorktes Luftgewebe voneinander getrennt sind, sodaß eine Luftzirkulation sehr leicht möglich ist.

Im Jugendstadium wird die Atmung wiederum durch das Hypokotyl besorgt. Zum Unterschied von den beiden bisher behandelten *Bruguiera*-Arten wird jedoch kein Lenticellenring angelegt, sondern am ganzen Hypokotyl treten zerstreut Lenticellen auf. Das Hypokotyl hat bei einem Querschnitt von 8 mm einen Zentralzylinder von 4 mm, dessen Hauptteil von einem mit zahlreichen Stärkekörnern angefüllten, großzelligen Mark eingenommen wird. Der Holzring erreicht die Stärke von 0,5 mm. Im Bast treten Nester von Steinzellen auf. Die Rinde besteht aus parenchymatischen, nicht mit Verdickungsleisten versehenen Zellen, zwischen denen nach innen zu ziemlich große Intercellularen liegen, während weiter nach außen hin die Intercellularen kleiner werden und dreieckige Gestalt annehmen. Äußerlich wird die Rinde von einer stark kutinisierten Epidermis umgeben, die von Lenticellen durchbrochen wird. Zur Bildung derselben entsteht nicht direkt unter der Epidermis, sondern in der fünften oder sechsten Rindenschicht ein Folgemeristem, das besonders nach außen hin zahlreiche, radiale Zellreihen erzeugt. Hierdurch werden die Epidermis und die äußersten Schichten der primären Rinde, die nur geringe Intercellularen zeigen, abgestoßen, sodaß die Lenticelle besser funktionieren kann, da ja die eintretende Atemluft nicht mehr soviel kleine Intercellularen zu passieren hat, als wenn die äußeren Schichten noch vorhanden wären.

Bruguiera parviflora.

Auch bei den Wurzeln von *Bruguiera parviflora* ist nichts von den anderen *Bruguiera*-Arten abweichendes zu bemerken. Nur im Hypokotyl zeigen sich einige unwesentliche Unterschiede, dadurch bedingt, daß Holz und Bastring schwächer entwickelt sind und in letzterem keine Steinzellnester auftreten. Ferner ist auch die Stärkescheide weniger deutlich. Die Lenticellen liegen wie bei *Bruguiera caryophylloides* über das ganze Hypokotyl zerstreut. Im Gegensatz zu dieser Spezies entstehen sie jedoch nicht in einer tieferen Schicht der Rinde, die übrigens denselben Bau wie die der vorher behandelten Art besitzt, sondern unmittelbar unter der stark kutinisierten Epidermis.

---

[1]) Karsten, l. c., S. 48. [2]) Schimper, l. c., S. 39

Rhizophora.

Wesentlich anders als in den bisher betrachteten Fällen ist nun die Art und Weise, in welcher die *Rhizophora*-Arten ihr Wurzelsystem mit Atemluft versorgen. Es sind hier Gebilde vorhanden, die außer der sekundären Funktion als Atmungsorgane zu gleicher Zeit noch die primäre und wichtigere Aufgabe zu erfüllen haben, die Standsicherheit der Pflanze zu erhöhen, ihr als Stützwurzeln zu dienen. Diese Organe entspringen in großer Anzahl unter einem rechten Winkel am Stamme und biegen nach Erreichung einer gewissen Länge, wohl zum Teil infolge ihres eigenen Gewichtes in weitem Bogen abwärts, um nach wiederholter Verzweigung schließlich den Boden zu erreichen. Die Ursache dieses öfteren Verzweigens beruht, wie man schon vermutete, und wie jetzt neuerdings von W. Docters van Leeuwen[1]) festgestellt worden ist, auf einer Verletzung der Spitze. Nach Leeuwens Beobachtungen wird die Spitze von einer kleinen Scolytide angefressen und stirbt ab. Ungefähr 1 cm oberhalb der getöteten Stelle entstehen dann mehrere Nebenwurzeln. Infolge dieser wiederholten Verzweigung nehmen die Stützwurzeln eines Baumes einen ziemlich umfangreichen Komplex ein und befestigen ihn somit in dem schlammigen Boden. Außer diesen Stammstützwurzeln wachsen von den Ästen schwächere, tauartige Zweigstützwurzeln herab, die, in den Boden gelangt, zahlreiche Seitenwurzeln erzeugen. Das ganze Wurzelsystem wirkt somit als eine überaus feste Verankerungsvorrichtung, wodurch die *Rhizophora*-Arten befähigt werden, weiter ins Meer hineinzudringen als die anderen Mangrovepflanzen. Die aus dem Wasser oder Schlamme hervorragenden Teile der Stützwurzeln tragen zahlreiche und große Lenticellen, die den Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und den unterirdischen Wurzeln vermitteln. Von der anatomischen Betrachtung dieser Wurzeln möchte ich im folgenden nur das Wichtigste hervorheben, da sie schon sehr eingehend von Warming[2]) und Karsten[3]) beschrieben und abgebildet sind.

Hiernach besitzen die oberirdischen Stützwurzeln im Innern einen ziemlich starken Zentralzylinder, der über die Hälfte des Gesamtdurchmessers einnimmt, und zwar infolge einer umfangreichen Ausbildung des Holzringes. Letzterer besteht zumeist aus Holzfasern, in das die mit leiterförmiger Perforation versehenen Tüpfelgefäße eingelagert sind. Breite Markstrahlen durchsetzen in radialer Anordnung

---

[1]) W. Docters van Leeuwen, Über die Ursache der wiederholten Verzweigung der Stützwurzeln von Rhizophora. Ber. d. D. bot. Ges. XXIX. 1911. S. 476.

[2]) Eug. Warming, Tropische Fragmente II. Rhizophora Mangle L., Englers botan. Jahrb. IV. 1883. S. 519 ff.

[3]) Karsten, l. c., S. 59.

das Holz. Die primäre Rinde, die auch bei dieser Mangroveart wieder als Durchlüftungsgewebe erhalten bleibt, besteht aus ziemlich gleichartigen, parenchymatischen Zellen, zwischen denen zahlreiche, meist in vertikaler Richtung verlaufende Intercellularen liegen. In diese Luftgänge ragen viele, verholzte, fast bis zum Schwinden des Zellumens verdickte Trichoblaste. Sie haben meist H förmige Gestalt und kommen mehr oder weniger zahlreich in fast allen Teilen der Pflanze vor. Sie schützen die Intercellularräume gegen ein Zusammengedrücktwerden und halten sie somit für die Luftzirkulation offen. Die Rinde wird von einer starken Korkschicht bedeckt, die, wie schon erwähnt, von Lenticellen durchbrochen ist.

Bei den unter Wasser befindlichen Teilen der Stützwurzeln, die im allgemeinen eine größere Dicke besitzen als die oberirdischen, ist der Zentralzylinder bedeutend schwächer entwickelt. Sein Durchmesser verhält sich zum Gesamtdurchmesser wie 1 : 3. Die Rinde zeigt hier ein ganz anderes Gepräge. Die Intercellularen sind bedeutend größer als bei den oberirdischen Teilen. Die Zellen sind meist radial gestreckt und teilweise mit verholzten Verdickungsleisten versehen, die entweder eine ringförmige Ausbildung oder eine ähnliche Gestalt wie bei *Avicennia* aufweisen. Außerdem liegen zerstreut kleinere, im Querschnitt rundliche Zellen, die in axialer Richtung sehr lang gestreckt sind und niemals Verdickungsleisten tragen. Die Rinde besitzt infolge dieser Struktur eine große Widerstandskraft.

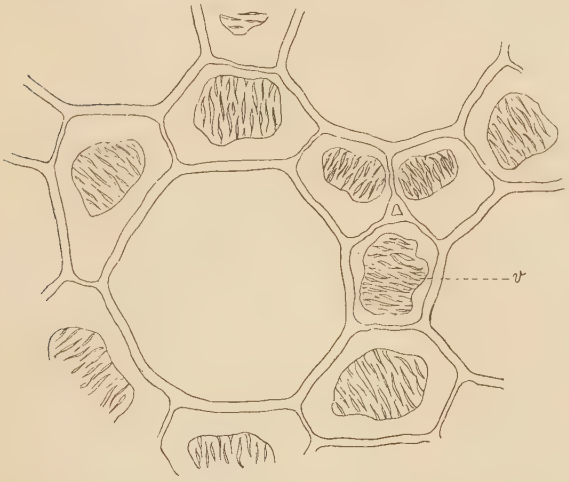
Die von den Stützwurzeln im Boden nach allen Seiten hin entspringenden größeren und kleineren Nebenwurzeln zeigen denselben Aufbau wie die unter Wasser befindlichen Teile der Stützwurzeln.

Acanthus ilicifolius.

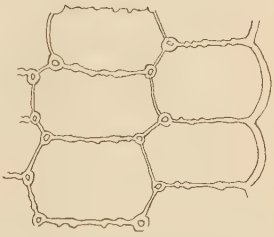
Bei *Acanthus ilicifolius* finden wir ein reichverzweigtes System von bogenartig gewölbten Stützwurzeln, das sehr an die Verhältnisse bei *Rhizophora* erinnert, aber in viel kleinerem Maßstabe ausgebildet ist. Wie bei *Rhizophora* weichen auch hier die in der Luft befindlichen Teile von den im Boden verborgenen ab. Schon mit unbewaffnetem Auge erkennt man einen deutlichen Unterschied. Die oberirdischen Teile sind mit zahlreichen Lenticellen versehen und tragen keine Nebenwürzelchen, während an den unterirdischen Teilen die Lenticellen verschwinden und nach allen Seiten hin verlaufende, reich verzweigte Seitenwurzeln auftreten. Bei mikroskopisch-anatomischer Betrachtung finden wir ebenfalls einen merklichen Unterschied zwischen den in verschiedenen Medien befindlichen Teilen.

Soweit sie dem Bereiche der Atmosphäre angehören, zeigen die Wurzeln in ihrem Zentrum ein weitlumiges Mark, das durch kleine Intercellularen unterbrochen ist. Sehr stark ist der Holzring entwickelt,

dessen hauptsächlichste Elemente Holzfasern sind. Holzparenchym ist nur wenig vorhanden. Die ebenfalls nur in geringer Anzahl vorkommenden Tracheen sind Tüpfelgefäße mit einfachen Durchbrechungen. Durchsetzt wird der Holzring von schmalen, 1—3 reihigen Markstrahlen. In der Bastzone treten, zerstreut liegend, viele Bastfasern hervor, die ziemlich langgestreckt, an beiden Enden zugespitzt und fast bis zum



Acanthus. Querschnitt durch die Rinde des oberen Teiles der Stützwurzel. v = plattenförmige Wandverdickung.



Acanthus.
Radialer Längsschnitt durch einige Rindenzellen.

Schwinden des Zellumens verdickt sind. Der mikrochemische Nachweis läßt an diesen Verdickungen eine schwache Verholzung erkennen. Wenn wir nun die Größenverhältnisse der einzelnen Zonen für einen bestimmten Fall auch zahlenmäßig angeben, um den Unterschied zwischen den in der Luft befindlichen und den im Boden verborgenen Teilen der Stützwurzeln hervorzuheben, so finden wir bei einem Gesamtdurchmesser von 10,8 mm einen Zentralzylinder von 5,5 mm, wovon der Holzring 1,3 mm beträgt. Die Rinde setzt sich aus ziemlich regelmäßig gebauten, 5—6eckigen Zellen zusammen, zwischen denen sehr beträchtliche Lufträume liegen. In den Rindenzellen finden sich nun nicht jene verholzten Verdickungsleisten, wie wir sie bei fast allen anderen Mangrovepflanzen fanden, sondern der Offenhaltung der Intercellularräume wird in ganz eigenartiger, komplizierter Weise Rechnung getragen. Es sind zunächst die an die Intercellularen anstoßenden Zellwände, wie man auf dem beigefügten Quer- und Längsschnitt sieht, stark verdickt. Sodann zeigen stets die zwei benachbarte Zellen trennenden, radialen Wände eigentümliche, plattenförmige Verdickungen, die von langgestreckten Tüpfeln durchbrochen sind, zweifellos, um den sonst durch diese Verdickungen erschwerten Stoffwechsel zu erleichtern. An den Tangentialwänden dagegen finden

wir nur vereinzelt solche Verdickungsplatten, die dann aber niemals die Stärke der radialen Verdickungen erreichen. Die Rinde ist also in sehr zweckmäßiger Weise namentlich gegen einen radialen äußeren Druck gefestigt. An den Stellen, wo drei oder mehr Zellen aneinander stoßen, werden kleinere Intercellularen gebildet. Die umschließenden Zellwände sind hier ebenfalls stark verdickt. Die 12—15 Schichten dicke Korklage gestattet mittels zahlreicher Lenticellen, deren Gewebe mit vielen, großen Stärkekörnern erfüllt ist, der Atemluft den Durchtritt.

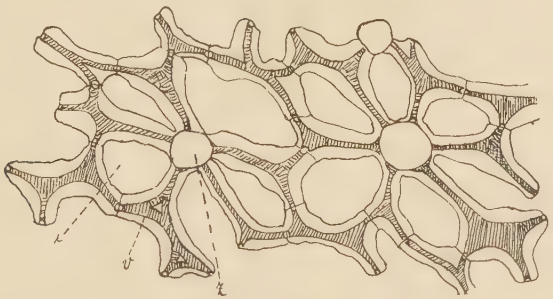
Die in den Boden eingedrungenen Wurzeln zeigen im großen und ganzen denselben Aufbau wie die in der Luft befindlichen Teile, aber die Dimensionsverhältnisse der einzelnen Gewebearten sind andere. Wir haben hier bei einem Querschnitt von 10 mm einen Zentralzylinder von nur 2,8 mm und einen Holzring von 0,9 mm Durchmesser. Es sind also bei ungefähr gleichem Gesamtdurchmesser der Zentralzylinder und besonders der Holzring kaum halb so stark entwickelt wie bei den oberirdischen Stützwurzeln. Die Rindenzellen zeigen nicht so gleichmäßigen Bau, sondern sind in die Länge gezogen, sodaß die Intercellularen viel größeres Volumen erreichen. Die Korkschicht, deren Zellen viel weitlumiger und dünnwandiger sind als bei den oberen Teilen, ist schwächer entwickelt und besteht nur aus 5 bis 8 Lagen.

Bei einer vergleichenden Betrachtung verschiedenalteriger Nebenwurzeln, deren Aufbau mit dem der unterirdischen Stützwurzeln übereinstimmt, konnte eine auffallende Wahrnehmung bezüglich der Erhaltungsdauer von Hypodermis und Epidermis gemacht werden. Trotzdem unter der Hypodermis bei etwas älteren Stadien ein Korkkambium in Tätigkeit tritt, bleiben Epidermis und namentlich die unter ihr liegende, großzelligere Hypodermis auffallend lange erhalten. Selbst bei Stadien, die schon soweit in der Entwicklung vorgeschritten sind, daß sie eine aus 5—6 Lagen bestehende Korkschicht aufweisen, sind Epidermis und Hypodermis noch immer erhalten.

Ceriops Candolleana.

Schon bei Betrachtung von *Rhizophora* und *Acanthus* konnten wir eine Vereinfachung in der Art und Weise, wie diese Pflanzen ihr Wurzelsystem mit Luft versorgen, den übrigen Mangrove-Arten gegenüber konstatieren. Denn die beiden letztbehandelten Arten bilden nicht mehr wie jene besondere, nur im Dienste der Luftaufnahme stehende Gebilde aus, sondern ziehen schon vorhandene Organe anderer Bestimmung zur Erledigung dieser neuen Aufgabe mit heran. In einem derartigen Bestreben hat es nun offenbar *Ceriops* und das in unmittelbarem Anschluß hieran zu behandelnde *Aegiceras* am weitesten

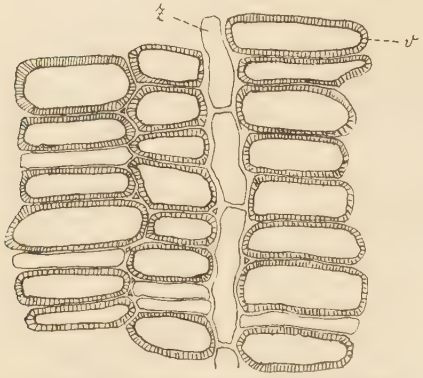
gebracht. Die Anlage der Lenticellen auf der Oberfläche der Stützwurzeln bei *Rhizophora* und *Acanthus* bringt es mit sich, daß diese Atemöffnungen mehr oder minder der Gefahr ausgesetzt sind, für längere oder kürzere Zeit durch Überflutung von der Luft abgeschnitten zu werden. Diesen Nachteil haben nun *Ceriops* und *Aegiceras* überwunden. Die Lenticellen werden hier garnicht mehr an einem Teile des Wurzelsystems, sondern an den unteren Partien des Stammes angelegt, wodurch die Möglichkeit, vom Wasser bedeckt zu werden, viel geringer ist. Doch wie bewältigt nun die Pflanze die daraus entspringende Schwierigkeit, die Atemluft von den so hoch gelegenen Eingangspforten bis in die untersten Teile des Wurzelsystems zu leiten? Die Betrachtung der Wurzelanatomie kann uns hierüber Aufschluß geben. Die Verhältnisse, die uns Längs- und Querschnitte durch Erd- und unterirdische Stützwurzeln von *Ceriops* zur Anschauung bringen, sind folgende. Es durchsetzen sehr zahlreiche und große Intercellularräume das Rindengewebe. Die Zellen desselben zeigen infolge der reichlichen Ausbildung dieser wohl entwickelten Luftgänge stark in verschiedenen Richtungen gestreckte, auf dem Querschnitte drei- oder vierarmige Formen. Was aber bei mikroskopischer Betrachtung ganz besonders ins Auge fällt, sind die hier außerordentlich zahlreichen Versteifungen, die in der weitaus größten Mehrzahl jener Zellen enthalten sind. Diese Verdickungen, deren Substanz bei mikrochemischer Untersuchung sehr deutlich den Holzcharakter zeigt, haben jedoch



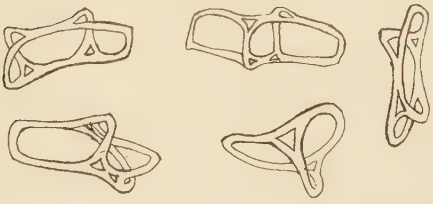
Ceriops. Querschnitt durch die Rinde einer Erdwurzel. Vergr. 270.
i = Intercellularen; v = Verdickungen; z = plasmareiche, zylindrische Zellen.

keine ringförmige Gestalt, wie man bisher annahm, sondern springen in der für *Avicennia* ausführlich beschriebenen Weise ins Zellumen vor, wiederum jene eigenartigen Stützgestelle verschiedenster Gestaltung bildend, wie sie die nebenstehenden Figuren zeigen. Die einzelnen Verdickungskörper stehen miteinander in so innigem Zusammenhang, daß sie in ihrer Gesamtheit ein die ganze Rinde durchsetzendes, wohlgefügtes Gerüstwerk bilden, das sich uns auf Quer- und Längsschnitten, wie auf beistehenden zu erkennen ist, als fortlaufendes, zusammen-

hängendes Verdickungsnetz darstellt. Zwischen diesen verdickten Zellen liegen in sehr regelmäßiger Anordnung in vertikaler Richtung gestreckte und fortlaufende Reihen bildende Zellen, die auf dem Querschnitte eine rundliche Form zeigen. Sie tragen keine Verdickungsskelette, weisen aber einen stärkeren Plasmabelag auf als die anderen Rindenzellen. Von diesen zylindrischen Vertikalsäulen strahlen die verdickten Zellen nach allen Richtungen auseinander. So wird also durch die Verdickungsskelette und die Art und Weise, auf welche sie miteinander und mit den zylindrischen Vertikalsäulen verkettet sind, das lockere Rindengewebe in einer höchst vollkommenen Weise ausgesteift.



Ceriops. Längschnitt durch die Rinde. Vergr. 270.



Ceriops. Verdickungsskelette. Vergr. 270.

Lange nicht so zahlreich wie in den unteren Partien der Stützwurzeln sind verdickte Zellen in ihren oberen, fast dauernd der Luft angehörigen Teilen, trotzdem hier die Intercellularen an Zahl und Weite denjenigen des unteren Teiles nicht wesentlich nachstehen. Doch zum Schutz gegen den geringeren Druck, dem das Rindengewebe in dieser Region ausgesetzt ist, genügt die geringere Anzahl von Stützgestellen offenbar vollkommen, zumal auch die einzelnen Rindenzellen hier nicht so verzerrt sind, sondern eine mehr isodiametrische Gestalt haben. Dieselbe Ausbildung wie im unteren Teile zeigen indessen jene vertikalen, plasmareichen Zellreihen, von denen wir die verdickten Zellen nach allen Seiten hin ausstrahlen sahen. Die Vermutung, daß diese Zellschläuche eine für das Leben der Pflanze wichtige, aber zur Atmung in keinerlei Beziehung stehende Funktion haben, sondern, wie Karsten[1]) meint, „im wesentlichen mit der Nahrungszufuhr zusammenhängen", erscheint sonach nur beberechtigt.

Nach dieser eingehenden Behandlung des Rindengewebes bleiben nun noch kurz die anderen Wurzelgewebe zu betrachten. Auf Querschnitten durch die unterirdischen Teile von Stützwurzeln finden wir

[1]) Karsten, l. c., S. 49.

bei einem Gesamtdurchmesser von 13 mm einen Zentralzylinder von 4,3 mm. Der Hauptteil des letzteren wird von einem weitlumigen Mark ausgefüllt, während der Holzring nur 0,9 mm breit ist. In der ebenfalls schwach entwickelten Bastzone ist das Auftreten von einzelnen Steinzellnestern bemerkenswert. Die Wurzel wird nach außen hin von einer 10—12 Lagen dicken, aus sehr großlumigen Zellen bestehenden Korkschicht geschützt.

Bei den oberirdischen Stützwurzeln sind die Dimensionsverhältnisse der einzelnen Gewebe anders. Der Zentralzylinder und namentlich der Holzring sind auf Kosten der Rinde viel stärker entwickelt. Bei einem Gesamtdurchmesser von wiederum 13 mm beträgt der Zentralzylinder 6,8 mm, während der Holzring 2 mm, also über doppelt so stark ist als unten. Auch die Beschaffenheit der einzelnen Gewebearten, abgesehen von dem schon erwähnten Unterschied in der Rinde, weicht zum Teil von den unterirdischen ab. Im Mark treten verholzte Zellen auf, die netzförmige Tüpfelung zeigen. Der Holzring besteht zumeist aus sehr langen, stark verdickten Holzfasern, während Holzparenchym nur in geringer Menge vorhanden ist. In diese Grundmasse sind zahlreiche, mit leiterförmigen Durchbrechungen versehene Tüpfelgefäße eingelagert. Der Holzring wird von radialen, 3—5 Zellreihen breiten Markstrahlen durchsetzt. Der Korkmantel besteht aus ungefähr gleichvielen Schichten wie im unteren Teile, ist aber kleinzelliger und fester.

Dieselbe Beobachtung, die wir schon bei der vorher behandelten Art, *Acanthus ilicifolius*, hinsichtlich der Erhaltungsdauer der Epidermis und der unter ihr liegenden, aus stark radial gestreckten Zellen bestehenden Hypodermis an jungen Wurzeln gemacht haben, läßt sich auch hier wieder feststellen. Beide bleiben trotz des sehr bald unter ihnen auftretenden Korkmantels noch auffallend lange erhalten. So war z. B. bei einer älteren Wurzel von 6 mm Durchmesser die Hypodermis noch gut erhalten, während die Epidermis zum größten Teil verschwunden war.

Aegiceras majus.

Die Wurzelanatomie von *Aegiceras majus* kann ich leider keiner erschöpfenden Behandlung unterziehen, da mir nur ein einziges, ganz junges Exemplar zur Verfügung stand. Nach Darstellung anderer Autoren bildet diese Spezies ebenfalls keine äußerlich in Erscheinung tretenden Atmungsorgane aus, sondern stimmt vielmehr in der Einfachheit der Organisation mit *Ceriops* überein, indem die Zugangspforten zu den Intercellularräumen ebenfalls am Stamme angelegt werden.

Die jungen Wurzeln zeigen nichts vom normalen Wurzeltypus

Abweichendes. Bemerkenswert ist nur die Erscheinung, daß die in axialer Richtung gestreckten Zellen der Endodermis sehr bald verdickt werden und verholzen, sodaß sich schließlich die Endodermis als ein Ring verholzter Zellen darstellt, der nur von einigen Durchlaßzellen unterbrochen wird. Die primäre Rinde besteht aus isodiametrischen Zellen, zwischen denen schon beträchtliche Intercellularen liegen. Von Versteifungen der diese Lufträume umschließenden Zellen ist in jugendlichen Stadien noch nichts zu erkennen. Nach den Beobachtungen Karstens[1]) finden sich jedoch an älteren Wurzeln ringförmige, radiale Verdickungen, sodaß die Rinde ebenfalls in vollkommener Weise ausgesteift ist und auch in dieser Hinsicht mit *Ceriops* Übereinstimmung zeigt.

Schlußbetrachtung.

Aus den voraufgehenden anatomischen Betrachtungen geht also hervor, daß die Mangrovewurzeln namentlich in der Ausbildung des für die Atmung so überaus wichtigen Rindengewebes einen wesentlich vom normalen Wurzeltypus abweichenden Aufbau zeigen. Bei allen untersuchten Arten ist die Rinde als umfangreiches, von zahlreichen und großen Intercellularen durchzogenes Durchlüftungsgewebe ausgebildet, und zwar wird zu diesem Zwecke, mit der einzigen Ausnahme von *Carapa*, stets die primäre Rinde herangezogen. Der anatomische Bau dieses Luftgewebes und namentlich die Art der Aussteifungen, die das ganze Gewebe durchsetzen und gegen ein Zusammengedrücktwerden schützen, sind jedoch bei den einzelnen Arten in sehr verschiedener, mehr oder weniger vollkommener Weise ausgebildet. Wie wir sahen, stellen bei einigen Arten die Versteifungen einfache Ringe dar, die durch den gegenseitigen Anschluß das Bild radialer Ketten erzeugen. Bei anderen dagegen erreichen die eigenartigen, mehrpoligen Stützgestelle nach den verschiedensten Richtungen hin teils Anschluß an ihresgleichen, teils wird ihr Zusammenhang durch unversteifte Zellen unterbrochen. Ganz abseits von diesen mit sekundären Verdickungen versehenen Zellen stehen solche Arten, die sich zur Offenhaltung ihrer Lufträume ganz andersartiger und selbständiger Elemente bedienen, wie *Carapa* mit zerstreut liegenden, stark verdickten Bastfasern und *Sonneratia* mit jenen eigentümlichen, in die Intercellularen hineinragenden Trichoblasten. Wohl bei allen diesen Versteifungsmöglichkeiten kann man die ökologisch interessante Beobachtung machen, daß die Pflanze unter Aufwendung von möglichst wenig Material einen darum nicht weniger sicheren Schutz gegen Zusammenpressen der Intercellularen zu erzielen imstande ist. Die Ver-

[1]) Karsten, l. c., S. 50.

dickungen zeigen sich nämlich immer nur an denjenigen Stellen, wo das Durchlüftungsgewebe der Gefahr einer Druckwirkung besonders ausgesetzt ist. Ferner zeigt sich, daß gerade die Intercellularen in der Wurzelrinde derjenigen Mangrovepflanzen besonders vollkommen gegen Druck geschützt sind, die nicht mit besonders angelegten Atemwurzeln versehen sind, wie *Ceriops*, *Aegiceras*, *Rhizophora* und *Acanthus*, und bei denen die Luft von den verhältnismäßig spärlich vorhandenen Eintrittstellen bis zu den untersten Teilen des Wurzelsystems einen weiten Weg zurücklegen muß. Dagegen zeigen die mit besonderen Atmungsorganen ausgestatteten Arten, wie *Sonneratia*, *Avicennia*, *Carapa* und *Bruguiera*, die zahlreiche Eingangspforten für die Atemluft besitzen und letztere auf einem kürzeren Wege dem Wurzelsystem zuführen, bei weitem nicht eine so vollkommene Aussteifung der Lufträume. Eine durchgehends zu beobachtende Erscheinung ist schließlich noch der Unterschied in der Ausbildung der in der Erde befindlichen und der in die Luft ragenden Teile der Atem- und Stützwurzeln. In den unterirdischen Teilen ist das Holz zugunsten der Rinde schwächer entwickelt und letztere, um dem größeren Drucke kräftiger Widerstand zu leisten, viel ausgiebiger durch Versteifungen geschützt, während wir in den oberen Teilen gerade die umgekehrten Verhältnisse finden. Das Holz ist stark auf Kosten der Rinde ausgebildet und die Versteifungen des Rindengewebes sind weniger vollkommen entwickelt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Halle auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. Karsten ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Karsten, spreche ich an dieser Stelle für seine mannigfachen Ratschläge bei der Ausführung der Arbeit meinen innigsten Dank aus. Ebenfalls sage ich Herrn Dr. Pringsheim für seine freundliche Unterstützung herzlichen Dank.

Lebenslauf.

Am 9. Oktober 1887 wurde ich, Otto, Friedrich, Karl Liebau, evangelischer Konfession und preußischer Staatsangehörigkeit, als Sohn des Kaufmanns Reinhold Liebau zu Annarode am Harz geboren. Ich besuchte zunächst die Elementarschule meines Geburtsortes, dann das Kgl. Luther-Gymnasium zu Eisleben und bezog Ostern 1908 mit dem Reifezeugnis die Universität Halle, um mich dem Studium der Naturwissenschaften und der Mathematik zu widmen. Vom W.-S. 1908 bis W.-S. 1910 studierte ich in Göttingen, wo ich auch meiner Dienstpflicht als Einjährig-Freiwilliger im Inf.-Reg. 82 genügte. Mit Beginn des W.-S. 1910 kehrte ich nach Halle zurück, um hier meine Studien zu vollenden.

Meine akademischen Lehrer waren in Halle die Herren Professoren und Dozenten:

Boeke, Brüel, Dorn, Fitting, Fries, Gutzmer, Haecker, Japha, Karsten, Krüger, Menzer, Pringsheim, Ruhland, Taschenberg, Vorländer, Walther.

Allen meinen Lehrern sage ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.